

- Краснюк А. А. 1934. «Семеноводство», 3 : 11—15.
 Краснюк А. А. 1936. «Селекция и семеноводство», 9 : 50—53.
 Наумов Н. А. 1939. Ржавчина хлебных злаков в СССР. М., Сельхозгиз.
 Рягин Б. В. 1965. Скрещиваемость пшеницы с культурной рожью. Автореф. канд. дисс. Л.
 Рокицкий П. Ф. 1929. Журн. exper. биол., 5, 3—4.
 Рокицкий П. Ф. 1931. Журн. exper. биол., 7, 2 : 172—186.
 Суриков И. М. 1957. Уч. зап. Белорусского ун-та, сер. биол., 37 : 213—223.
 Суриков И. М. 1960. Бюлл. Ин-та биологии АН БССР, IV : 179—182.
 Федоров В. С. 1961. В сб.: Межвузовская конференция по экспериментальной генетике. Тез. докл., 1 : 173—174.
 Федоров В. С. 1964. В сб.: Исследования по генетике. Изд. ЛГУ, 2 : 100—110.
 Якубинер М. М. 1932. Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. Прил. 53. Л., ВИР : 104—107.
 Berkner, K. Meyer. 1927. Zs. Pflanzenzücht., 12, 3.
 Zockhauser W. O. 1916. J. Genet., 6 : 91—94.
 Driscoll C. J. 1966. «Genetics», 54, 1 (1) : 131—135.
 Driscoll C. J., N. F. Jensen. 1964. Canad. J. Genet. Cytol., 6 : 324—333.
 Gandhi S. M., M. P. Bhatnagar. 1962. Indian J. Genet. Plant Breeding, 22, 2 : 160—161.
 Jensen N. F., C. J. Driscoll. 1962. «Crop. Sci.», 2 : 504—505.
 Lein A. 1943. Zs. ind. Abst. u. Vererbungsl., 81 : 28—61.
 Nilsson H. 1917. Zs. Pflanzenzücht., 5, 2 : 89—114.
 Nybenga J. R. Prakken. 1962. «Genetica», 33 : 95—105.
 Taylor J. W., K. S. Quisenberry. 1935. J. Amer. Soc. Agron., 27.
 Tschermak E. 1923. In: C. Fruwirth. Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung. 4. Aufl. P. Parey, Berlin, 4.
 Watkins A. E. 1927. J. Genet., 18 : 373—396.

ГЕНЕТИКА РЖИ (*SECALE CEREALE* L.)

IX. ПЛЕЙОТРОПНЫЙ ЭФФЕКТ НАСЛЕДСТВЕННОГО ФАКТОРА КАРЛИКОВОСТИ

В. С. Федоров, В. Г. Смирнов, С. П. Соснихина

Наследственные факторы карликовости известны у очень многих видов растений, принадлежащих к самым различным семействам. В краткой и далеко не полной сводке Ж. Пелтон (Pelton, 1964) перечислены 112 генов карликовости у 34 видов из 17 семейств покрытосеменных растений. У ряда наиболее хорошо генетически изученных видов, таких, как *Zea mays*, *Pisum sativum*, *Lycopersicon esculentum* выявлено много генетических локусов, в которых одна из аллелей детерминирует наследственное изменение характера ростовых процессов, приводящее к развитию карликовой формы. Подобные наследственные факторы карликовости представляют большой интерес не только в плане детальной разработки частной генетики растений, но и как превосходная модель для исследования системы генетической регуляции ростовых процессов и морфогенеза.

Изучение генов карликовости в популяциях растений и частот мутирования по этим локусам имеет большое значение для исследований по генетике популяций и видообразованию, ибо структура тундровых и высокогорных видов растений очень часто весьма сходна именно с карликовыми формами. Наконец, карликовые формы имеют ряд существенных агротехнических преимуществ у многих культурных растений. В некоторых культурах — гороха, томатов, кукурузы — выведены и используются в производстве карликовые сорта и гибриды. У ряда важных злаковых культур — пшеницы, ржи, ячменя — решение пробле-

мы выведения высокоурожайных сортов, не полегающих даже при очень высоком агрофоне, по-видимому, будет осуществляться при использовании короткостебельных карликовых форм.

В 1957 г. в посеве озимой ржи сорта Вятка Московская нами совместно с К. В. Квитко была выделена карликовая форма. При этом было найдено более 80 карликовых растений на площади 500 м² посева. Если считать, что на этой площади всего около 100 000 растений, то

карликовые растения в популяции Вятки Московской составили примерно 0,08—0,10 %.

Представляло несомненный интерес для генетики ржи размножить такую форму и изучить характер ее наследования. Найденные растения были этикетированы и после уборки обмолочены отдельно. Выросшие из посеянных семян нормальные растения были в 1958 г. подвергнуты групповой изоляции и в следующем 1959 г. в потомствах от изолированных растений обнаружилось расщепление на обычные и карликовые растения, причем без промежуточных форм. Так, на одной из учитываемых делянок наблюдалось следующее расщепление: 18 нормальных растений и 6 карликовых, на другой — 91 нормальное и 33 карликовых. Оба расщепления вполне соответствуют теоретически ожидаемому при 3:1 ($\chi^2=0$ в первом случае и $\chi^2=0,17$; $P>0,50$ во втором), что указывает на моногенное различие между растениями нормального типа и карликовой формы. То, что выделенная карликовая форма ржи определяется одним полностью рецессивным геном, подтвердилось в последующем в широкой программе скрещиваний. Эта форма



Рис. 1. Карликовое (а) и нормальное (б) растения.

вошла в нашу генетическую коллекцию под номером ГК-8. Характер наследования карликовой формы при скрещивании ее с различными образцами генетической коллекции составит предмет нашего специального сообщения.

Карликовые растения отличаются от нормальных по целому комплексу признаков. Фактически это совершенно иной тип растений. Кар-

лики имеют не только значительно более короткую соломинку, но и более короткий и плотный колос, практически безостый; листья карликов гораздо короче и шире, поэтому концы их не свисают, листовая пластинка располагается в одной плоскости, перпендикулярно, а иногда под тупым углом к стеблю; карликовые растения имеют заметно сильнее развитый восковой налет; соломина у них толще и растение практически не полегает.

Каждое карликовое растение, взятое из расщепляющегося поколения, всегда обладает всем комплексом перечисленных отличительных особенностей.

Таким образом, мы имеем дело с плейотропным эффектом гена чрезвычайно широкого диапазона. На рис. 1 представлены растения нормального типа и карликовой формы.

Для более точной количественной характеристики карликов и нормальных растений мы использовали растения расщепляющихся гибридных поколений. Так, в 1960 и 1963 гг. росло F_2 от искусственного скрещивания карликов с нормальными растениями: на делянках росли вперемежку и карликовые, и нормальные растения и, естественно, условия произрастания для тех и других были одинаковыми. В 1964 г. мы провели описание и измерение карликовых и нормальных растений F_2 от естественного скрещивания, произрастающих на одной и той же делянке. Это обеспечивало большую сопоставимость данных, характеризующих оба типа растений. В учет обычно брались признаки главного стебля — длина стебля, толщина соломины, размеры листа, а также признаки колоса. По размеру зерновок мы сопоставляли карликов с рожью сорта Вятка и китайской яровой пшеницей *Chinese spring*, а по консистенции и химическому составу зерновок — с Вяткой. Все измерения мы проводили в одной и той же фазе развития карликовых и нормальных растений.

Признаки стебля (табл. 1). Что касается числа стеблей на одном растении, то карлики не отличаются от нормальных растений ни по средним величинам, ни по показателю коэффициента варьирования. Длина стебля — один из четких признаков, отличающих карликовые растения от нормальных. У карликов она составляет приблизительно 75% длины стебля нормального растения. Количество узлов на главном стебле у обоих типов растений практически одинаково. Таким образом, можно было предположить, что укорочение соломины у карликов обязано уменьшению длины междоузлий, что и подтверждается данными измерений 1966 г. Результаты измерений, приведенные в табл. 1 и на рис. 2,а, показывают, что действительно все междоузлия у карликов достоверно короче соответствующих междоузлий растений нормального типа, за исключением самого нижнего шестого междоузлия (самого короткого), которое имеется лишь у части растений (с пятью узлами). На рис. 2,а показана еще одна интересная особенность — пределы варьирования средних размеров междоузлий карликовых растений трансgressируют с пределами варьирования средних размеров междоузлий нормальных растений, расположенных на один «этаж» выше. Особенно четко это проявляется у следующих междоузлий, считая от колоса: второго — карликов и третьего — нормальных растений, третьего — карликов и четвертого — нормальных растений, четвертого — карликов и пятого — нормальных растений. Таким образом, в отношении длины междоузлий карлики — это как бы нормальные растения, за исключением одного междоузлия — под колосом. Варьирование длины междоузлий у обеих форм как по характеру, так и по величине вполне сопоставимо для каждого из соответствующих междоузлий карликов и нормальных растений (рис. 2,б).

Сравнение по признакам стебля карликовых и нормальных растений

Признаки	Годы исслед.	Карлики		Нормальные растения		t_{diff} для \bar{x}	t_{diff} для v
		$\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$	$v \pm m_v$	$\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$	$v \pm m_v$		
Число стеблей одного растения	1963	6,7 \pm 0,2	28,7 \pm 2,5	—	—	—	—
	1964	2,6 \pm 0,1	39,3 \pm 2,5	4,13 \pm 0,3	38,5 \pm 6,7	1,7	0,07
	1965	4,30 \pm 0,3	34,9 \pm 5,2	4,60 \pm 0,4	41,3 \pm 6,9	0,6	0,75
Длина стебля (в см)	1963	110,0 \pm 1,1	8,8 \pm 0,7	—	—	—	—
	1964	121,8 \pm 0,9	9,9 \pm 0,5	166,4 \pm 3,5	10,2 \pm 1,5	48,4	0,18
	1965	117,7 \pm 1,6	7,4 \pm 1,0	160,3 \pm 2,5	7,7 \pm 1,1	14,4	0,20
Число узлов на стебле	1963	4,7 \pm 0,1	12,5 \pm 1,0	—	—	—	—
	1964	4,8 \pm 0,04	10,7 \pm 0,6	4,5 \pm 0,1	11,2 \pm 1,7	1,9	0,27
	1965	4,1 \pm 0,1	13,1 \pm 1,4	4,2 \pm 0,1	14,2 \pm 1,4	0,7	0,55
Длина междоузлий (в см)	1966						
I от колоса		34,5 \pm 0,6	12,6 \pm 1,3	45,4 \pm 1,1	14,4 \pm 1,8	8,7	0,81
II "		27,7 \pm 0,6	15,4 \pm 1,6	41,1 \pm 0,8	11,8 \pm 1,8	13,4	1,60
III "		17,6 \pm 0,6	21,5 \pm 2,3	25,5 \pm 1,0	22,7 \pm 2,9	6,8	0,32
IV "		10,0 \pm 0,4	23,8 \pm 2,6	15,0 \pm 0,7	27,1 \pm 3,5	6,1	0,75
V "		5,0 \pm 0,4	56,0 \pm 7,8	8,5 \pm 0,6	36,4 \pm 5,2	4,9	2,00
VI "		3,1 \pm 0,5	49,0 \pm 13,3	2,7 \pm 0,3	30,9 \pm 7,5	0,7	1,50
Толщина соломинки на 1 втором узлом стебля (в см)	1964	0,313 \pm 0,001	13,4 \pm 0,8	0,329 \pm 0,008	11,6 \pm 1,7	1,6	0,07

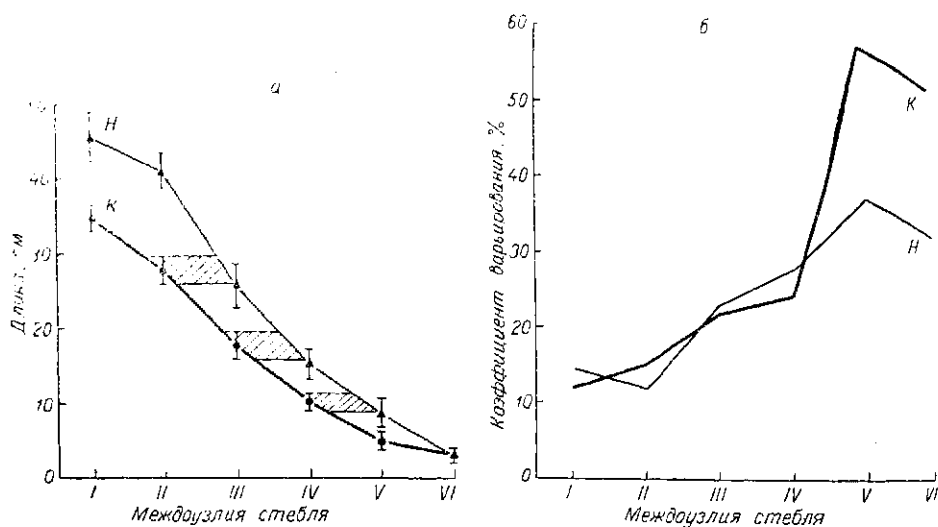


Рис. 2. Размеры междоузлий стебля карликовых (к) и нормальных (н) растений.
а — длина междоузлий (по порядку, считая от колоса), б — варьирование длины каждого междоузлия.

Сравнивая данные по признакам стебля нормальных и карликовых растений с соответствующими величинами, приводимыми В. и В. Антроповыми (1929), следует отметить, что по числу узлов на стебле обе наши формы вполне соответствуют образцам ржи Северо-Западной и Западной областей СССР. В отношении же длины стебля нормальные растения вполне соответствуют образцам ржи Северной и Северо-Восточной областей (куда относится и Вятка Московская), а происходящие от нее карликовые растения по этому признаку сопоставимы лишь

с наиболее низкорослыми формами Восточной Сибири и сорно-полевой рожью Афгано-Туркестанской группы.

Толщина соломины, измеренная над вторым узлом снизу, оказалась несколько большей у карликовых растений; однако различие не достоверно. Тем не менее наблюдения показывают, что солома у карликов очень прочная. Это наиболее устойчивая к полеганию форма из всех изученных нами образцов ржи. Возможно, прочность соломы объясняется особенностями анатомического строения стебля, что еще должно быть изучено.

Изменчивость всех изученных признаков стебля у карликовых и у нормальных растений оказалась одинаковой.

Таблица 2

Сравнение по размерам третьего сверху листа карликовых и нормальных растений

Признаки	Год исследования	Карлики		Нормальные растения		t_{diff} для \bar{x}	t_{diff} для v
		$\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$	$v \pm m_v$	$\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$	$v \pm m_v$		
Длина (в м.м.)	1960	147,2 ± 3,2	24,9 ± 1,6	206,3 ± 3,5	20,1 ± 1,1	12,5	1,94
Ширина (в м.м.)	1960	15,3 ± 0,3	19,6 ± 1,3	13,2 ± 0,2	22,0 ± 1,3	5,8	1,31

Признаки листа (табл. 2). В 1960 г. были проведены измерения размеров листа (третьего сверху на главном стебле) у растений обоих типов. Длина листа у карликов в среднем составляет лишь около 70% от длины листа у нормальных растений ($t_{\text{diff}}=12,5$). Ширина его у карликовых растений достоверно больше ($t_{\text{diff}}=5,8$). Результатом этого и являются уже отмеченные выше особенности в расположении листовой пластинки — у растений нормального типа конец ее свисает, а у карликов торчит прямо (рис. 1). Общая поверхность листовой пластинки у нормальных растений больше, чем у карликов.

Отличить карликовые растения от нормальных можно уже в фазе всходов (первого листочка): первый лист у карликов короче и шире, чем у нормальных растений и имеет более тупую верхушку (рис. 3), т. е. уже на этой стадии довольно четко проявляется действие гена карликовости.

Признаки колоса (табл. 3). Очень характерным для карликов является ряд признаков колоса: колос у них гораздо короче, чем у нормальных растений. Различие между средними превышает разностную ошибку в 16,6—19,2 раза, однако характерно, что степень варьирования этого признака у обеих форм одинакова. Число колосков в колосе нормальных растений достоверно больше, чем у карликов. Несмотря на это плотность колоса у карликов достоверно выше, чем у нормальных растений сорта Вятка Московская (рис. 4, а, б), являющихся рыхлоколосыми. Если же сравнить колосья карликовой формы с колосьями безантоциановой ржи из нашей генетической коллекции (ГК-2), происходящей от немецкого сорта Гейне со средней плотностью колоса, то видно, что и в этом случае плотность колоса у карликов заметно больше (рис. 4, в, г).

Сопоставление приведенных в табл. 3 данных о размерах колоса нормальной и карликовой форм с характеристиками, приводимыми В. В. Антроповыми (1929), говорит о том, что по длине колоса наши нормальные растения вполне соответствуют образцам ржи Северной и Северо-Восточной областей, куда относится и Вятка. У карликовых же

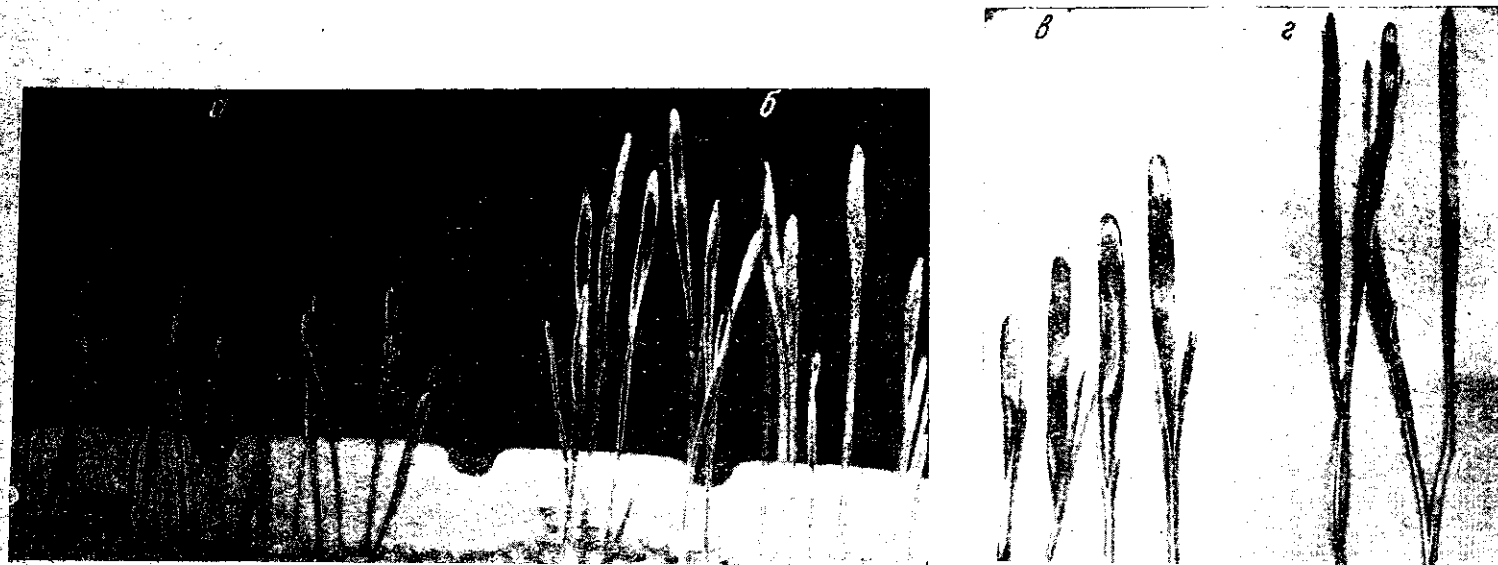


Рис. 3. Форма первого листочка в фазе всходов у карликов и нормальных растений.
a — всходы карликовых растений, *б* — всходы нормальных растений в растительном, *в* — гербарий тех же всходов карликовых растений,
г — то же нормальных растений.

Сравнение по признакам колоса карликовых и нормальных растений

Признаки	Годы исследований	Карлики		Нормальные растения		x для длин	σ для длин
		$\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$	$v \pm m_v$	$\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$	$v \pm m_v$		
Длина колоса (в см.)	1963	$7,2 \pm 0,1$	$14,8 \pm 0,8$	$9,9 \pm 0,1$	$16,7 \pm 0,8$	19,2	1,48
	1964	$8,0 \pm 0,1$	$14,3 \pm 0,8$	$11,6 \pm 0,3$	$10,7 \pm 1,6$	11,6	2,02
	1965	$7,8 \pm 0,2$	$14,1 \pm 1,9$	$12,9 \pm 0,3$	$10,1 \pm 1,5$	14,2	1,60
	1966	$7,4 \pm 0,2$	$15,4 \pm 1,5$	$11,2 \pm 0,2$	$12,3 \pm 1,1$	13,6	0,96
Число колосков в колосе	1963	$27,5 \pm 0,2$	$10,1 \pm 0,6$	$30,2 \pm 0,2$	$12,2 \pm 0,6$	9,6	2,50
	1964	$30,4 \pm 0,2$	$10,3 \pm 0,5$	$34,4 \pm 0,6$	$9,0 \pm 1,3$	6,3	0,93
	1965	$28,4 \pm 0,5$	$9,2 \pm 1,2$	$33,3 \pm 0,8$	$11,4 \pm 1,7$	5,2	1,05
	1966	$26,2 \pm 0,4$	$10,1 \pm 0,9$	$29,1 \pm 0,4$	$10,0 \pm 0,9$	5,7	0,08
Плотность колоса	1964	$3,83 \pm 0,03$	$11,0 \pm 0,6$	$3,00 \pm 0,05$	$7,3 \pm 1,1$	14,3	2,36
	1965	$3,70 \pm 0,08$	$10,8 \pm 1,5$	$2,60 \pm 0,02$	$6,8 \pm 0,5$	13,5	2,50
	1966	$3,90 \pm 0,08$	$14,9 \pm 1,5$	$2,60 \pm 0,03$	$10,0 \pm 0,9$	15,3	2,81
Число цветков в колосе	1966	$81,8 \pm 1,5$	$14,2 \pm 1,4$	$59,4 \pm 0,9$	$12,5 \pm 1,1$	11,8	0,95
Число цветков в колоске	1966	$2,89 \pm 0,04$	$11,4 \pm 1,1$	$2,03 \pm 0,01$	$4,9 \pm 0,4$	21,5	5,56
Число цветков на 1 см длины колоса	1966	$11,3 \pm 0,2$	$15,3 \pm 1,5$	$5,3 \pm 0,1$	$11,1 \pm 1,0$	27,3	2,22
Число зерновок в колосе	1964	$42,8 \pm 0,70$	$22,6 \pm 1,2$	$44,5 \pm 2,41$	$26,0 \pm 4,1$	0,7	0,79
	1965	$37,4 \pm 1,6$	$24,8 \pm 3,5$	$44,2 \pm 2,1$	$23,1 \pm 3,5$	2,5	0,34
	1966	$39,2 \pm 1,2$	$24,0 \pm 2,4$	$38,9 \pm 1,0$	$21,6 \pm 2,0$	0,5	0,76
Число зерновок в колоске	1964	$1,43 \pm 0,02$	$18,2 \pm 1,0$	$1,31 \pm 0,06$	$22,9 \pm 3,5$	1,9	1,29
	1965	$1,20 \pm 0,06$	$25,0 \pm 3,5$	$1,30 \pm 0,06$	$23,1 \pm 3,5$	1,2	0,38
	1966	$1,40 \pm 0,05$	$25,2 \pm 2,5$	$1,30 \pm 0,3$	$19,5 \pm 1,8$	1,7	1,82
Звязываемость зерновок (в. %)	1966	$48,4 \pm 1,5$	$23,9 \pm 2,4$	$66,0 \pm 1,5$	$18,3 \pm 1,7$	8,3	2,17

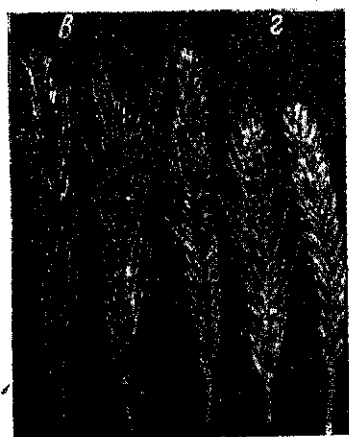
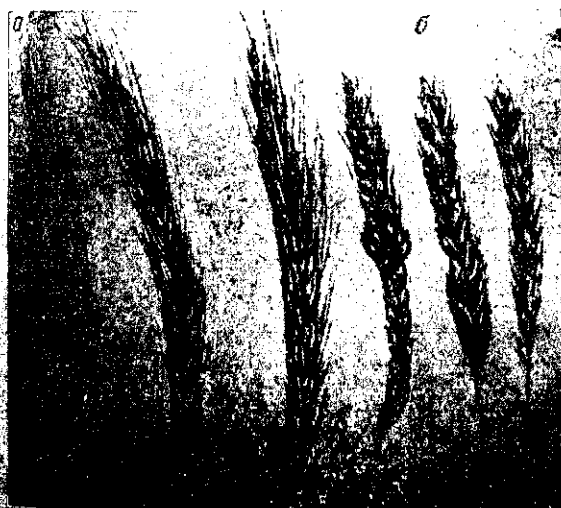


Рис. 4. Колосья карликовых и нормальных растений.

а — рыхлоколосый сорт Вятка, б — карлики, в — плотноколосая форма ГК-2, г — карлики.

Сравнение по признакам зерновки карликов, сорта Вятка и китайском яровой пшеницы *Chinese spring*

Признаки	Год посева	Карлики		Вятка		Яровая пшеница <i>Chinese spring</i>		$\frac{t_{\text{анн}}}{x_1 - x_2}$	$\frac{t_{\text{анн}}}{x_1 - x_3}$
		$\bar{x} \pm m$	σ	\bar{x}	σ	$\bar{x} \pm m$	σ		
Вес 1000 зерен (в г)	1965	26,7 ± 1,1	21,3	3,0	28,7	1,7	—	0,98	—
То же (в г)	1966	29,1 ± 0,6	14,6	1,4	30,7	1,0	—	3,55	—
Длина зерновок (в мм)	1966	6,85 ± 0,06	8,5	0,61	6,96	0,09	—	11,20	19,5
Ширина зерновок (в мм)	1966	2,61 ± 0,03	12,9	0,23	2,32	0,05	0,44	5,00	8,0
Толщина зерновок (в мм)	1966	2,71 ± 0,03	10,3	0,74	2,31	0,04	0,25	7,40	0,6
Длина	1966	2,51 ± 0,03	11,0	0,80	3,10	0,13	0,23	20,20	14,1
Толщина	1966	0,98 ± 0,01	11,7	1,06	0,98	0,01	1,11	0	9,2
Толщина	1966	—	—	—	—	—	—	—	—

растений колос короче, чем у наиболее короткоколосой группы сортов.

В отношении плотности колоса нормальные растения также не отличаются от средних образцов ржи Северо-Западной и Северной областей, а карлики имеют большую плотность колоса, чем наиболее плотноколосая рожь Афганистана, и сопоставимы лишь с одними из самых плотноколосых образцов.

Очень характерным является почти полное отсутствие остей у карликов.

Если рассматривать длину стебля, длину колоса и его плотность порознь, то можно отметить некоторую регрессию этих признаков у карликов нормальных растений. При выделении карликовых растений необходимо учитывать комплекс признаков: эти растения характеризуются коротким широким терчающим ластом и коротким плотным почти безостым колосом. Эти признаки легко бросаются в глаза.

Однако и по другим признакам плейотропный эффект выражается достаточно четко. Так число цветков в колосе карликов значительно больше, чем у нормальных растений ($t_{\text{анн}} = 11,8$), хотя колос у них достоверно короче. Многоцветковость колосков карликов — также одно из проявлений плейотропного действия фактора карликовости. Расчет числа цветков на 1 см длины колоса особенно убедительно демонстрирует большую плотность колоса карликов: у карликов из 11,3, тогда как у нормальных колосьев только 5,3, число же зерен в колосе и в расчете на один колосок достоверно не отличается у карликов и нормальных растений. Поэтому при одинаковом количестве зерен в колосе завязываемость у карликов оказывается значительно ниже, чем у нормальных растений. Общий низкий уровень завязываемости семян обусловлен, по-видимому, не-

большими размерами опытного участка и, следовательно, недостатком пыльцы для нормального опыления.

Признаки зерновок (табл. 4—6). По весу тысячи зерен (табл. 4) в 1965 г. карлики и нормальные растения Вятки достоверно не различались, а в 1966 г. зерновки Вятки оказались достоверно более тяжелыми ($t_{\text{diff}}=6,5$). Это свидетельствует о большей отзывчивости этого сорта на более благоприятные условия для созревания зерновок, которые имели место в 1966 г. по сравнению с 1965 г.

Следует отметить изменение формы зерновок у карликов по сравнению с нормальными растениями.

Измерения показывают (табл. 4), что по длине зерновки карликов достоверно короче ($t_{\text{diff}}=11,2$) зерновок Вятки, по ширине и толщине достоверно больше ($t_{\text{diff}}=4,9$; $t_{\text{diff}}=5,4$). Индексы формы зерновок указывают на большую округлость зерновок карликов. Данные табл. 4 и рис. 5 наглядно демонстрируют, что зерновки карликов как по размерам, так и по форме промежуточные между типичными ржаными и пшеничными.

По нашей просьбе лаборатории семеноведения ВИА (руководитель проф. Н. Г. Хорошафлов) провела сравнение консистенции зерновок карликов и сорта Вятка. В двух пробах (по 50 шт.) было определено распределение зерен по 6 фракциям относительно степени стекловидности. Для зерновок карликов и Вятки получены различающиеся распределения (табл. 5): зерна карликов обладают в целом большей стекловидностью.



Рис. 5. Форма и размер зерновок пшеницы *Chinese spring* (а), карликов (б) и нормальных растений ржи (в).

Таблица 5

Сравнение по консистенции зерна карликовых растений и растений сорта Вятка (в % от 50 зерен в каждой из двух повторностей)

№ фракции	Консистенция зерна	Карлики			Вятка		
		I повт.	II повт.	средн.	I повт.	II повт.	средн.
1	Мучнистая	2	—	1	6	10	8
2	Вкрапление стекловидности	20	18	19	20	28	24
3	1/4 зерна стекловидная	22	18	20	26	22	24
4	1/3 зерна стекловидная	18	26	22	30	24	27
5	1/2 зерна стекловидная	20	24	22	10	10	10
6	2/3 зерна стекловидная	18	14	16	8	6	7

Биохимический анализ зерен карликов и зерен нормальных растений, проведенный в лаборатории В. В. Пиневица (БИНИИ ЛГУ), показал (табл. 6), что в зерне карликов содержится больше общего азота ($t_{\text{diff}}=7,9$) и что это обусловлено увеличением количества белкового азота ($t_{\text{diff}}=14,8$) (так как небелковый азот в зернах карликов и нормальных растений содержится в равных количествах). Возможно, что увеличение количества белкового азота в зернах карликов обусловлено большим удельным весом в них зародыша.

Типы карликовых растений (табл. 7). Сравнительное изучение карликов и нормальных растений у ржи показывает весьма ши-

Сравнение по количеству азота в зерне у карликовых растений и растений сорта Вятка
(в мг на 1 г сухого вещества)

Повторность	Общий азот		Белковый азот		Небелковый азот	
	Карлики	Нормальные	Карлики	Нормальные	Карлики	Нормальные
I	27,8	20,5	24,9	18,8	2,0	1,3
II	28,0	23,1	25,0	17,5	3,0	5,0
III	28,0	21,6	24,5	17,5	3,5	3,5
$\bar{x} \quad m_{\bar{x}}$	$27,9 \pm 0,07$	$21,5 \pm 0,81$	$24,8 \pm 0,15$	$17,9 \pm 0,44$	$3,2 \pm 0,18$	$3,5 \pm 1,26$

Характеристика по признакам стебля и колоса карликов I и II типов

Признаки	Годы исследования	Карлики I типа		Карлики II типа		\bar{x} для карликов	$m_{\bar{x}}$ для карликов
		$\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$	$\sigma \pm m_{\sigma}$	$\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$	$\sigma \pm m_{\sigma}$		
Длина стебля (в см)	1963	$110,6 \pm 1,1$	$8,8 \pm 0,7$	$113,8 \pm 1,6$	$8,1 \pm 1,0$	1,60	0,05
	1965	$117,7 \pm 1,6$	$7,4 \pm 1,0$	$117,1 \pm 2,3$	$9,6 \pm 1,2$	0,02	1,4
Длина стеблей	1965	$4,3 \pm 0,3$	$34,9 \pm 5,2$	$4,9 \pm 0,3$	$38,8 \pm 5,4$	1,42	0,02
Число узлов на главном стебле	1963	$4,7 \pm 0,1$	$12,5 \pm 1,0$	$4,8 \pm 0,1$	$11,8 \pm 1,5$	0,71	0,3
Длина колоса (в см)	1963	$6,8 \pm 0,1$	$12,8 \pm 1,4$	$10,9 \pm 0,2$	$7,9 \pm 1,9$	5,13	1,9
	1965	$7,8 \pm 0,2$	$14,1 \pm 1,9$	$9,5 \pm 0,2$	$15,3 \pm 1,9$	6,3	0,6
	1966	$7,4 \pm 0,2$	$15,4 \pm 1,5$	$8,2 \pm 0,1$	$11,5 \pm 1,1$	3,6	2,2
Число колосков в колосе	1963	$28,1 \pm 0,7$	$16,1 \pm 0,8$	$28,5 \pm 0,5$	$9,1 \pm 1,1$	0,6	0,8
	1965	$28,4 \pm 0,5$	$9,2 \pm 1,2$	$29,6 \pm 0,6$	$12,5 \pm 1,6$	1,5	0,6
	1966	$28,2 \pm 0,4$	$10,1 \pm 0,9$	$27,3 \pm 0,5$	$12,5 \pm 1,2$	0,8	1,3
Плотность колоса	1963	$4,0 \pm 0,1$	$12,5 \pm 1,0$	$3,6 \pm 0,1$	$11,1 \pm 1,4$	3,6	1,0
	1965	$3,7 \pm 0,08$	$10,8 \pm 1,5$	$3,5 \pm 0,1$	$11,4 \pm 1,4$	3,1	0,3
	1966	$3,9 \pm 0,08$	$14,9 \pm 1,5$	$3,4 \pm 0,05$	$11,0 \pm 1,2$	5,3	2,3
Число цветков в колосе	1966	$81,8 \pm 1,5$	$14,2 \pm 1,4$	$71,9 \pm 1,6$	$16,2 \pm 1,6$	4,5	0,3
Число цветков на 1 см колоса	1966	$11,3 \pm 0,2$	$15,3 \pm 1,5$	$8,9 \pm 0,2$	$12,8 \pm 1,2$	8,5	1,3

рокий плейотропный эффект фактора, определяющего карликовость, проявляется в форме и размерах листа, длине и прочности стебля, длине и плотности колоса, степени многоцветковости колосков, степени остиности вплоть до полного отсутствия остей, в развитии воскового налета, в консистенции зерновок, их размерах и форме и, наконец, в биохимическом составе. Очевидно, плейотропное действие этого фактора затрагивает и другие не изучавшиеся нами признаки, например признаки колосковых и цветочных члуст, физиологические признаки, что в целом определяет совершенно иной тип ржаного растения, который мы имеем карликовой формой. Отметим, что карлики зацветают примерно на 8 дней раньше, чем Вятка Московская.

В 1966 г. среди карликов мы выделили два типа растений: более плотноколосые (I тип) и относительно рыхлоколосые (II тип).

которые в дальнейшем размножали под групповыми изоляторами. Колосья обоих типов представлены на рис. 6. В год, когда они были выделены, карлики I типа имели колосья длиной в $5,9 \pm 0,1$ см со средним числом колосков $27,6 \pm 0,5$ и показателем плотности колоса $4,70 \pm 0,06$ колосков на 1 см. Соответствующие показатели для карликов II типа были $9,8 \pm 0,1$ см, $34,3 \pm 0,5$ колоска на колос и $3,53 \pm 0,04$ колоска на 1 см. Оба типа карликов не отличаются друг от друга ни по средним показателям, ни по коэффициентам изменчивости в отношении многих признаков: длины стеблей, числа стеблей и узлов (табл. 7). Чтобы не

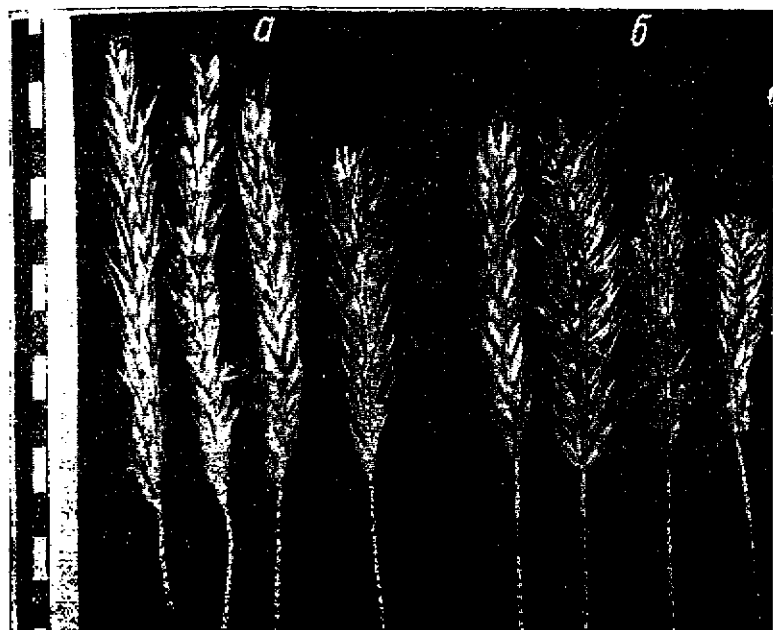


Рис. 6. Форма колоса у карликов I типа (б) и у карликов II типа (а).

усложнять изложения, мы не приводим данных по ряду других признаков, различий по которым также не обнаружено.* Оба типа карликов достоверно различаются лишь по структуре колоса — длине и плотности. При одинаковом числе колосков в колосьях карликов обоих типов длина колоса у рыхлоколосых карликов достоверно больше, чем у плотноколосых. Отсюда и по показателю плотности колоса карлики I типа явно отличаются от карликов II типа.

Значительные различия обоих типов карликов имеются также по числу цветков в колосе: у плотноколосых больше как абсолютное число цветков, так и число их на 1 см длины колоса. Следует отметить, что оба типа карликов, несмотря на различие в плотности колоса между собой, имеют всегда гораздо более плотный колос, чем нормальные растения (ср. табл. 3 и 7).

Данные табл. 7, рассмотренные по годам, довольно четко демонстрируют сохраняемость из поколения в поколение при изолированном размножении различий между обоими типами карликов по длине и плотности колоса. Такое четкое наследование этих различий, а также тот факт, что для выделения типов карликов оказалось достаточно

* В табл. 3 и 4 для характеристики карликовых растений в ряде случаев использованы показатели карликов I типа.

однократного отбора, свидетельствует, по-видимому, о несложном генетическом определении относительной плотноколосости или рыхлоколосости карликов. Однако специальных исследований в этом отношении мы не проводили.

Выше было отмечено известное различие у карликов I и II типов по размеру зерновок. Так, длина зерновок у карликов II типа ($6,99 \pm 0,06$ мм) несколько большая, чем у карликов I типа ($6,85 \pm 0,06$ мм), а ширина зерновок наоборот у карликов I типа достоверно больше ($2,61 \pm 0,03$ мм), чем у карликов II типа ($2,42 \pm 0,06$ мм). То же наблюдается и в отношении толщины зерновок: она явно больше у карликов I типа ($2,71 \pm 0,03$ мм), чем у карликов II типа ($2,51 \pm 0,03$ мм). Несмотря на эти различия, индексы, характеризующие форму зерновок, у обоих типов карликов одинаковы: отношение длины к ширине 2,54 и 2,53, отношение ширины к толщине 0,98 в обоих случаях. Зерновки карликов I типа больше напоминают индичинские, а зерновки карликов II типа более близки к зерновкам ржи Вятки.

Таким образом, в комплексе признаков, характеризующем карликовый тип растений, возможны наследственные различия по признаку длины колосового стебля, что и обуславливает различие между двумя типами карликов по показателям плотности колоса. Мы полагаем, что это связано с изменением одной из сторон наследственного действия фактора карликовости под влиянием генов-модификаторов, влияющих на экспрессию признака длины колосового стебля. О подобных явлениях будут приведены материалы в нашей следующей статье, которую предполагается посвящать вопросу о наследовании карликовости.

Изменчивость признаков. В табл. 1-7 даны коэффициенты изменчивости (v) признаков карликовых и нормальных растений и показатели достоверности различий ($t_{\text{ант}}$ для v) между ними. Из признаков стебля наименее изменчивой оказалась длина главного стебля: у карликов v по годам колебался в пределах 7,4-9,9%. У нормальных растений изменчивость по этому показателю такова же, как и у карликов. Несколько большей изменчивостью характеризуется число узлов главного стебля: у карликов v от 10,7 до 13,1%, у нормальных растений изменчивость такая же.

Варьирование длины двух верхних междоузлий стебля наименьшее (при этом длина их наибольшая), двух средних — несколько большее и наиболее изменчива длина самых коротких, нижних междоузлий. Наиболее изменчивым признаком оказалась степень кущения ($\text{числ } v$ 28,7-39,3% — у карликов и у нормальных растений — 39,5-41,3%). По этим признакам изменчивость также одинакова у обеих сравниваемых форм, это же можно сказать и в отношении признака толщины соломины.

Довольно высока изменчивость размеров 3-го листа, при этом она также одинакова у обеих форм. По признакам колоса наименее изменчивы число цветков в колосе и в колоске и плотность колоса. Более изменчивы число цветков в колосе и его длина и, наконец, еще большей вариабильностью характеризуются признаки числа зерновок в колосе и в колоске, а также завязываемость зерновок. Изменчивость по этим признакам колоса также в основном одинакова у карликов и у нормальных растений.

Из учтенных признаков зерновок наименее изменчива длина, несколько больше изменчивость ширины и толщины зерновок, и наиболее изменчив абсолютный вес. При этом изменчивость по изученным показателям зерновок у карликов несколько ниже, чем у нормальных растений. Интересно, что изменчивость размеров зерновки у пшеницы *Chinese spring* оказалась довольно близкой к тому, что наблюдается у карликовой и нормальной ржи.

Таким образом, соответственные признаки карликов и нормальных растений, несмотря на явные различия в средних показателях, в основном не различаются по степени их изменчивости. Другими словами, плейотропный эффект фактора карликовости выразился в формировании совершенно иного типа растения, а степень изменчивости его признаков осталась такой же, как у Вятки.

Характер изменчивости изученных признаков одинаков у обоих типов карликовых растений.

Карликовые формы встречаются, по-видимому, у всех цветковых растений. Н. И. Вавилов (1935) в качестве иллюстрации закона гомологических рядов в наследственной изменчивости показал, что признак карликовости характерен для родов семейства *Gramineae* и далеко отстоящего от него семейства *Papilionaceae*. С этой стороны изучение карликовых форм представляет большой интерес для сравнительной генетики растений.

Твердо установленные факты нахождения карликов у ржи, хотя собщений об этом немного. В. и В. Антроповы (1929) выделили несколько различных карликовых форм в потомствах от инкухты у ржи, но изучением характера их наследования не занимались. В. А. Новиков (1953, 1959) в экспериментах по воздействию коротким днем во время третьего периода развития выделил из ржи сорта Вятка низкорослую беспослевенную форму с толстой соломкой и зерновками пшеничного типа, имеющими в значительной степени развитую стекловидность. Автор отмечает, что им прослежено наследование этих признаков у выделенной формы до третьего поколения. Карликовую форму ржи выделил Ф. Т. Кондратенко (1967) в эксперименте с прививкой зародышей ржи Вятки Московской на эндосперм озимой пшеницы ППГ-186. Автор отмечает, что обнаруженная им карликовая форма характеризуется короткой (100—125 см) прочной соломкой, полустебельным или безостым колосом и мелкими бочкообразным зерном с абсолютным весом 23—28 г. Отмечается также, что при облучении карликовой формы на гамма-лучах в первом поколении выделены формы со скверхедным колосом. Дж. Сибенги и Р. Праккен (Sybenga a. Prakken, 1962) описывают две карликовые формы ржи, выделенные ими из инкухты-потомств, и упоминают еще несколько типов карликов, также выделившихся при инкухте, которые подробно не описывают. Кроме того, они выделили также форму с безостым колосом, которая одновременно обладает многочисленными колосками, коротким и прочным стеблем, короткими и широкими листьями и пониженной плодовитостью.

Бодушенство этих сообщений, за исключением последнего, весьма кратко и поэтому трудно сопоставимо с нашими данными.

Можно, однако, предполагать, что изученные нами карлики сходны или даже идентичны с карликовыми формами, выделенными В. А. Новиковым и Ф. Т. Кондратенко, поскольку и указанные авторы и мы обнаружили карликов со сходными характеристиками в одной и той же популяции озимой ржи Вятки.

Мы, по-видимому, имеем дело лишь с одним из возможных у ржи наследственных типов карликовых растений. Судя по фотографии, приводимой В. и В. Антроповыми (1929), выделенная ими в инкухте форма ржи, которую они называли «пшеничным типом», также довольно точно соответствует выделенной нами форме. Из форм, описанных Дж. Сибенгой и Р. Праккеном (1962), более всего сходна с выделенными нами карликами их безостая рожь — *awnless(al)*. Таким образом, возможно, что все три формы — «пшеничный тип» В. и В. Антроповых, безостая Дж. Сибенги и Р. Праккена и наши карлики — это

одно и то же наследственное изменение. Все они характеризуются сильным плейотропным фенотипическим проявлением.

Плейотропия в фенотипическом проявлении вообще рассматривается как одна из неотъемлемых характеристик гена. В отношении факторов карликовости плейотропный фенотипический эффект фактора безостости (*al*), изученного Дж. Сибенгой и Р. Праккенем (1962), мы уже описывали. Один из выделенных ими карликов ржи (*d₂*) характеризовался перерывным сочетанием короткостебельности, повышенной способностью к кущению и светло-зеленой окраской листьев и стеблей в фазе кущения.

Из литературы известно, что четко выраженным плейотропным эффектом обычно характеризуются различного типа карлики у кукурузы (Eaton a. oth., 1935). Помимо укорочения стебля и изменения размеров и формы листьев у карликовых растений кукурузы иногда наблюдается изменение характера окраски листьев и в ряде случаев — изменение развития цветков в раздельнополых соцветиях и частичная стерильность.

Ю. А. Филипченко (1927) приводит данные Г. Уббинга о плейотропном действии фактора *I* у пшеницы, влияющего одновременно на развитие остей, длину стебля и плотность колоса.

Карликовая пшеница в течение долгого времени выделялась систематиками в отдельный вид — *Triticum compactum* Host. Однако при отсутствии какой-либо репродуктивной изоляции между карликовой пшеницей, мягкой и жесткой пшеницей Ю. А. Филипченко (1934) предложил рассматривать их как разновидности одного вида жесткозерной мягкой пшеницы. В настоящее время такая классификация принята в ботанике (Жуковский, 1964). Карликовая пшеница, как и карликовая рожь, отличается целым комплексом характеризующих ее непрерывно связанных признаков, из которых наиболее характерны короткая и плотная ость и сравнительно короткое зерно.

Карликовые формы описаны также у четырех видов твердых пшениц: *Tr. dicoccum*, *Tr. durum*, *Tr. turgidum*, *Tr. polonicum* (Филипченко, 1927). Ф. Энгледоу и С. Уэдгем (1925) исследовали карликовые формы мягкой пшеницы, детерминированные доминантным геном, вызывающим и усиление плотности колоса (Филипченко, 1927). Характерны также для пшениц наследственные формы, имеющие булавовидный колос (скверхеды). Такой колос обычно бывает довольно плотным, причем плотность расположения колосков особенно велика ближе к верхушке, что и создает характерную форму колоса.

Интересно отметить, что среди выделенных нами карликов ржи нередко можно видеть колосья, весьма напоминающие булавовидные формы у пшеницы (рис. 6). В ряде случаев можно наблюдать, что экспериментальное получение скверхедной формы у пшеницы (рис. 7) сопровождается приобретением растениями типичного карликового фенотипа с целым комплексом присущих ему признаков (Muramatsu, 1963). Проведя детальный генетический анализ ряда форм мягкой пшеницы Ю. А. Филипченко (1934) показал плейотропный эффект фактора скверхедности *g* и *K* на высоту растений. В этой же работе им установлен плейотропный эффект фактора карликовости (*compactum-C*) — нов — удлинителей колоса (*L₁*, *L₂*, *E*) и фактора скверхедности (*q*) на длину зерна и цветочной чешуи. Плейотропный эффект гена *C*, обуславливающего карликовость, описывали Л. А. Сапегин с сотрудниками в 1916—1922 гг. и Е. Ганес в 1917 г. Последний отмечал влияние этого гена на укорочение стебля и остей колоса (Филипченко, 1934).

В чем может заключаться основа столь широких спектров плейотропного действия генов? Весьма вероятным считается предположение об элементарности первичного, исходного, эффекта, производимого геном на том или ином этапе онтогенеза. Вслед за тем такой первичный элементарный эффект может привести к многочисленным последствиям в результате множественных коррелятивных взаимодействий при осуществлении онтогенеза. При этом чем раньше осуществляется первичное действие гена в ходе развития, тем более множественными могут быть конечные его влияния на фенотип (Hadorn, 1961; Лобашев, 1963; Нейфах, 1965). Такого рода анализ проведен с целым рядом наследственных изменений, в особенности летальных, у животных (Hadorn, 1961; Нейфах, 1965).

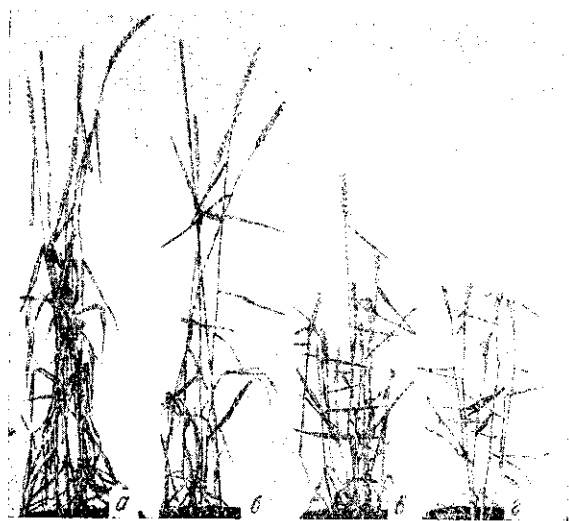


Рис. 7. Пшеница *Chinese spring* с двумя (а), четырьмя (б), пятью (в) и шестью (г) дозами гена спелтоидности *q*.
Формы в и г — скверкелдые, имеют типичный для карликовых растений фенотип.

Недавно опубликовано превосходное исследование в этом направлении на растениях — анализ осуществления плейотропного эффекта гена фуркатности у ячменя (Stebbins a. Yagil, 1966).

Действие генов карликовости наиболее детально исследовано у кукурузы. Специальные исследования показали, что у различных карликовых мутантов кукурузы, по-видимому, нарушены те или иные этапы в биосинтезе веществ типа гиббереллинов (Phinney, 1961). Поскольку наличие гиббереллинов, очевидно, необходимо для нормального деления и растяжения клеток вдоль длинных осей стеблевых и листовых зачатков (Phinney a. West, 1960), плейотропный эффект генов карликовости становится в значительной степени понятным. В таком случае именно отсутствие или пониженная концентрация необходимых веществ типа гиббереллинов (или иных регуляторов роста), обусловленные фактором карликовости, могут привести к укорочению междоузлий стебля, к укорочению колоса и повышению его плотности, к отсутствию остей, к укорочению листьев и семян. Поскольку при этом неизбежно сокращается площадь поверхности растения, то при неизменном количестве продуцируемого воскового налета карликовая форма будет выглядеть так, как будто имеет гораздо более сильно развитый восковой налет.

Поскольку выделенная нами форма довольно хорошо совпадает

с найденным В. и В. Антроповыми в инцухте «пшеничным типом» действительно напоминает карликовые и скверхедные формы пшеницы, мы решаем обозначить это рецессивное наследственное изменение у ржи типом *compactum* с символами для пары аллелей *Ct—ct*.

Обращает на себя внимание тот факт, что при достоверной разнице по средним показателям для многих признаков карликов и нормальных растений их изменчивость остается одинаковой. Если учесть, что у пшеницы *Chinese spring* варьирование признаков зерновок близко к таковому у ржи, то очевидно, что показатель изменчивости входит в характеристику признака. Поэтому изучение степени варьирования признаков, иерархия их в отношении величины изменчивости представляет большой интерес для развития идей Н. И. Вавилова, заложенных в его законе гомологических рядов в наследственной изменчивости.

ВЫВОДЫ

1. Установлено, что выделения в посеве ржи сорта Вятка Московская карликовая форма определяется одним рецессивным геном, для которого предложен символ *ct* (*compactum*).

2. Этот ген обладает широким плеiotропным эффектом, выражающимся в укорочении стебля, листьев и колоса, почти полном отсутствии остей, увеличении плотности колоса, изменении формы, консистенции и химического состава зерновок и ряда других признаков.

3. Выделенные нами два типа карликовых растений — наиболее плотноколосый и относительно рыхлоколосый — устойчиво сохраняют это различие при изолированном размножении.

ЛИТЕРАТУРА

- Антроповы В. и В. 1929. Рожь СССР и сопредельных стран. Л., Изд. Всесоюзного института прикладной ботаники и новых культур.
- Вавилов Н. И. 1935. Теоретические основы селекции растений. М.—Л., 1: 75—105.
- Жуковский П. М. 1964. Культурные растения и их сородичи, изд. 2-е. Л., Изд. «Колос».
- Кондратенко Ф. Т. 1967. «Селекция и семеноводство», 2: 38—42.
- Лобашев М. Е. 1963. Генетика. Изд. ЛГУ.
- Нейфах А. А. 1965. Общая генетика. М., изд. «Наука»: 232—299.
- Новиков В. А. 1953. Изв. АН СССР, сер. биол., 4: 28—51.
- Новиков В. А. 1959. Наследственность и изменчивость растений, животных и микроорганизмов. М., Изд. АН СССР, 2: 23—28.
- Филиппенко Ю. А. 1927. Частная генетика. Л., изд. «Сеятель», 1.
- Филиппенко Ю. А. 1934. Генетика мягких пшениц. М.—Л., Изд. совх. и колхоз.-инт-ры.
- Emerson R. A., G. W. Beadle, A. C. Fraser. 1935. Cornell Univ. Agric. Exp. Station. Memoir, 180: 1—83.
- Hadorn E. 1961. Developmental Genetics and Lethal Factors. L.—N. Y.: 182—202.
- Muramatsu M. 1963. «Genetics», 48: 469—482.
- Pelton J. S. 1964. Bot. Rev., 30: 479—512.
- Phinney B. O. 1961. Plant Growth Regulation. Iowa State Univ. Press: 489—501.
- Phinney B. O., C. A. West. 1960. XVIII Growth Symposium. Ed. by D. Rudnik.
- Stebbins G. L., Yagil. 1966. «Genetics», 54: 727—741.
- Sybunga J., R. Prakken. 1962. «Genetica», 33: 95—105.